

CONTRIBUTION À LA CONNAISSANCE D'UN *STYPOPODIUM* (DICTYOTALES, PHAEOPHYCEAE) INSTALLÉ RÉCEMMENT SUR LES CÔTES SYRIENNES

H. MAYHOUB* et C. BILLARD**

* Faculté des Sciences, Université de Tichrine, Lattaquié
(Syrie)

** Laboratoire d'Algologie fondamentale et appliquée,
Université de Caen, 39 rue Desmoueux, 14000-Caen
(France).

RÉSUMÉ - Connue à l'origine des Antilles, *Styopodium zonale* s'est établie en certaines localités des côtes syriennes où il devient largement envahissant. Nos observations sur ses caractères morphologiques, anatomiques et reproducteurs sont exposées et les premiers stades du développement à partir de spores indivises sont décrits.

ABSTRACT - Originally known from the Caribbean, *Styopodium zonale* is now established in certain localities of the Syrian coastline and becoming largely invasive. Its vegetative and reproductive characteristics are illustrated and early development in culture is described.

MOTS CLÉS : *Styopodium*, Dictyotales, Phaeophyceae, extension, Syrie, Méditerranée.

INTRODUCTION

Le genre *Styopodium* a été créé par Kützinger en 1843 mais son individualité n'a été universellement admise que beaucoup plus tard grâce aux travaux de Weber-Van Bosse (1913) et de Papenfuss (1940). Jusqu'en 1977, *Styopodium* ne comprenait que deux espèces: *S. zonale* (Lamouroux) Papenfuss, connue à l'origine des Antilles mais largement répandue dans l'Atlantique tropical et subtropical (Taylor, 1960) et retrouvé en Afrique du Sud, dans la Mer Rouge et au Japon (Papenfuss, 1940, 1968; Chihara, 1975); la deuxième espèce étant le *S. flabelliforme* décrit par Weber-Van Bosse d'Indonésie. En 1977 Abbott rattache l'espèce *Zonaria hawaiiensis* Doty et Newhouse au genre *Styopodium* sous la nouvelle combinaison *S. hawaiiensis* (Doty et Newhouse) Abbott, tandis que Papenfuss (1977) réduit le *S. zonale* à un synonyme du *S. fuliginosum* (Martius) Kützinger qu'il considère alors comme le lectotype. En 1983 Allender & Kraft révèlent l'identité de *Zonaria australasica* Zanardini qui devient *Styopodium australasicum* (Zanard.)

Allender et Kraft. Ces auteurs confirment par ailleurs la position systématique du *S. flabelliforme* mise en doute auparavant par Abbou (1977) et en distinguent une nouvelle variété de New South Wales. Tout récemment enfin le genre est signalé en Méditerranée par Nizamuddin & Godeh (1989) qui décrivent une nouvelle espèce, *S. tubruqense* à partir de matériel récolté en Lybie.

Au cours de prospections régulières le long des côtes syriennes, nous avons nous-même constaté l'apparition subite en 1979, puis l'extension rapide au cours des années quatre-vingts d'un *Styopodium* qui est devenu actuellement très commun et fort abondant. Ce travail a donc pour objet de confirmer la présence de ce genre en Méditerranée et d'exposer les résultats de nos observations sur le matériel syrien. L'identité de l'espèce méditerranéenne nous a amenés à revoir également le problème de la distinction entre *S. zonale* et *S. australasicum*. Nous voulons enfin et surtout attirer l'attention des algologues méditerranéens sur cette algue envahissante qui a toutes les chances de s'étendre sur une grande partie de ses rivages.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les échantillons qui ont servi à la présente étude ont été récoltés en plongée dans les biotopes photophiles de l'étagé infralittoral des localités suivantes (Fig. 1): Tartous (20/7/84; 14/5/87; 15/6/88; 10/9/89); Ile de Rouad (15/6/88; 28/11/89); Jablé (15/5/87; 3/7/88; 17/4/89); Baniyas (15/6/88; 12/7/89); Minet-el-Beida (15/7/79; 2/7/84; 20/8/88); Bassite (21/7/87; 26/7/88). Au total plus de 100 spécimens ont été examinés soit sur le vivant, soit après conservation dans de l'eau de mer formolée à 5%. Les coupes de thalles ont été pratiquées selon les recommandations de Abbott (1977). Les cultures, maintenues à température ambiante et à la lumière naturelle, ont été réalisées dans l'Erd-Schreiber modifié selon la formule de Cosson (1973).

D'autre part nous avons entrepris une surveillance des populations de *Styopodium*, notamment aux environs de Tartous et de Lattaquié, afin de suivre son extension et d'obtenir des renseignements sur sa biologie et son écologie en observant les variations saisonnières susceptibles d'intervenir au cours de son développement. Une autre source d'information non négligeable dans le cas de cette algue afin d'estimer son importance quantitative et sa distribution tout le long des côtes syriennes, a été la recherche du matériel rejeté en épave suite aux tempêtes ou aux conditions de mer fortement agitée.

RÉSULTATS

Caractères morphologiques et anatomiques

L'algue récoltée en Syrie a généralement 10 à 20cm de hauteur, mais les individus vigoureux et bien développés peuvent dépasser les 30cm. Le thalle brièvement stipité se fixe par un amas de rhizoïdes situés à la base du stipe. La croissance est assurée par une rangée de cellules situées aux extrémités

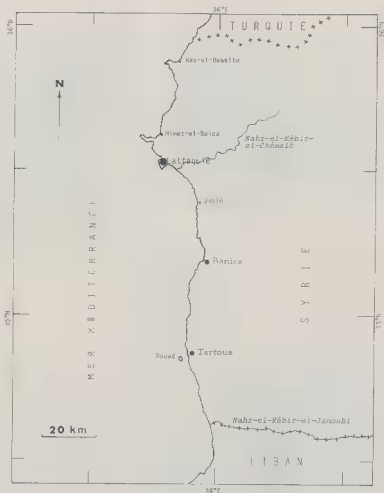


Fig. 1 - La côte syrienne: emplacement des localités de récolte.

marginio-apicales de la fronde. Les jeunes thalles se présentent sous la forme d'un éventail (Figure 2) qui devient par la suite plus ou moins découpé en lanières cunéiformes enchevêtrées dont la largeur varie de 0,5 à 7cm. Malgré les variations morphologiques souvent importantes, dues à l'âge des thalles et à leurs conditions écologiques, l'algue est bien reconnaissable à ses frondes nettement zonées (Figure 2-6) présentant sous l'eau une forte iridescence vert-bleuté qui se superpose à leur couleur jaunâtre. De consistance assez ferme sur le vivant, l'algue devient brun foncé après dessiccation. Bien visibles à l'œil nu grâce à leur teinte plus soutenue, les zones concentriques sont conditionnées par l'existence de rangées successives de poils (ou de leurs cicatrices) à inter-



Dictyota zonata Gravill



valles plus ou moins réguliers allant de 4 à 15mm. Les thalles adultes montrent en outre de nombreuses petites bandes pilifères discontinues et localisées entre deux zones concentriques consécutives (Figure 5).

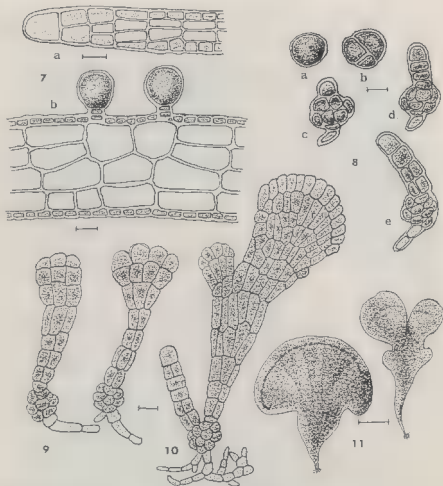
En vue superficielle, les cellules sont généralement rectangulaires et disposées en files longitudinales dans la partie distale du thalle alors que leur disposition devient de plus en plus irrégulière au fur et à mesure que l'on se rapproche de la base.

Les coupes longitudinales passant par le sommet de la fronde montrent que celle-ci devient rapidement constituée de 4 couches de cellules (Fig. 7a). Ensuite, et sur une grande partie du thalle, les coupes longitudinales et transversales laissent voir une structure composée de 6 assises cellulaires (Figure 7b) alors qu'à proximité du stipe la fronde présente 7 à 9 assises. Les cellules superficielles sont petites ($20-30 \times 8-16\mu\text{m}$) à contenu très dense, riche en plastes. Les cellules internes sont beaucoup plus volumineuses et mesurent $70-120 \times 40-70 \mu\text{m}$. Il convient de souligner que les cellules médullaires sont disposées irrégulièrement sans former de lignées régulières verticales ou horizontales ce qui est le cas du genre *Zonaria* C. Agardh.

Reproduction et premiers stades du développement

Nous avons examiné plus de 100 thalles récoltés dans plusieurs localités et à différentes époques de l'année. Les thalles fructifiés sont tous des sporophytes. Les sporocystes sont isolés ou bien répartis en petits groupes et dispersés dans la zone interpilifère sur les deux faces du thalle (Figure 5). Il n'y a ni paraphyses ni indusie, et les coupes montrent que les sporocystes sont pédicellés (Figure 7b). A maturité ils sont grossièrement sphériques et mesurent $100\mu\text{m}$ de diamètre environ. Leur division devant conduire à la formation de quatre spores n'a jamais pu être observée dans nos spécimens et les sporocystes de fragments de thalles maintenus en culture en vue d'obtenir des tétraspores ont libéré leur contenu indivis. Celui-ci après libération s'entoure d'une paroi (Fig. 8a) et se divise après 48h (Figure 8b) pour donner un massif cellulaire composé à l'âge de 5 jours de 6 à 16 cellules (Figure 8c et d). On voit bientôt apparaître sur ce nodule basal l'ébauche du thalle dressé avec la cellule apicale qui engendre par des divisions transversales successives un axe érigé; les cellules axiales ne tardent pas à se diviser longitudinalement pour former des cellules péricentrales (Figure 8e) conduisant ainsi à l'élaboration rapide d'une structure polystique. Au pôle opposé, le nodule basal émet un pro-

Fig. 2-6: *Styopodium zonale*. - Fig. 2, Jeune thalle récolté dans le milieu naturel. Figs 3-4, Thalles adultes dont l'aspect très variable résulte d'une ramification accentuée et compliquée par des fissures longitudinales plus ou moins nombreuses et plus ou moins profondes. Fig. 5, Portion d'un thalle fertile montrant la disposition des sporocystes (points noirs) et l'existence de zones pilifères discontinues en sus des zones continues. Fig. 6, Dessin inédit de Lamouroux conservé dans son herbier (CN) et montrant la disposition des sporocystes chez *D. zonata* (= *S. zonale*). Echelle: fig. 2 = 4mm; figs 3-4 = 2cm; fig. 5 = 3mm.



Figs 7-11. *Scytopodium zonale*. - Fig. 7. Coupes longitudinales du thalle: a. dans la zone margino-apicale; b. dans la zone moyenne du thalle fertile. Fig. 8. Premiers stades du développement: a. spore; b. division de la spore après 48h; c, d. formation d'un nodule basal avec apparition d'un axe dressé et de l'initiale rhizoïdienne (âge: 5 jours); e. début des divisions longitudinales des cellules axiales. Fig. 9. Formation d'une rangée de cellules margino-apicales et évolution de l'axe en lame dressée (âge: 15 Jours). Fig. 10. Plantule montrant la ramification de la lame dressée et l'apparition d'une nouvelle pousse (âge: 21 jours). Fig. 11. Jeunes plantes âgées de 2 mois montrant deux formes de thalles obtenues dans le même récipient de culture. Echelles: figs 7-10 = 50µm; fig. 11 = 3mm.

longement filamenteux qui s'allonge et se cloïsome transversalement pour former un rhizoïde (Figures 8-10). Au cours des jours suivants, l'initiale apicale se divise longitudinalement conduisant à l'individualisation d'une rangée de

cellules margino-apicales qui assurent désormais la croissance des plantules (Figures 9-10). Par ailleurs il n'est pas rare d'observer l'apparition de nouvelles pousses dressées à partir d'un même nodule basal (Figure 10); ceci concorde avec nos observations dans la nature où l'on trouve souvent plusieurs frondes sur un même pied. A l'âge de deux mois les plantules ont un thalle flabelliforme ou divisé en lobes (Figure 11) et sont donc comparables aux jeunes thalles récoltés dans le milieu naturel. Les cultures n'ont pas été suivies jusqu'au stade adulte.

Ecologie

Cette algue semble inféodée aux biotopes photophiles de l'étage infralittoral. Elle se développe de préférence dans les stations protégées contre la forte agitation de l'eau et se trouve associée aux peuplements à *Cystoseira barbata* (Good. et Woodw.) C. Agardh et *C. crinita* Bory, mais se rencontre également sur les concrétionnements d'algues calcaires et les fonds spongières à Tartous, Jablé et Bassite. Elle persiste aussi sur les fonds meubles où elle se fixe sur les éléments figurés (cailloux, galets, coquilles) et avoisine alors les prairies de Zostères et les peuplements de Caulerpes.

La densité des populations, la taille des thalles et leur morphologie varient nettement avec la profondeur et le degré d'agitation des eaux. C'est ainsi que sur les bordures rocheuses situées entre 50 et 100cm de la surface, les individus sont toujours épars et ne dépassent jamais 10cm, tandis que les pieds développés au-delà de 3m de profondeur peuvent atteindre fréquemment 15 à 25cm de hauteur. C'est également à partir de cette profondeur que les peuplements de cette espèce acquièrent une forte densité et deviennent largement dominants, notamment dans les localités de mode relativement calme (baies, anses, calanques, eaux portuaires).

La période de végétation active de l'espèce en Syric s'étend de mars à septembre. Les thalles adultes peuvent être récoltés dès la fin avril. Au cours des mois suivants, on constate qu'une grande quantité de cette algue est couramment rejetée sur les plages: ainsi fin juin 1989, plus de 50 tonnes d'épaves constituées presque exclusivement des thalles de cette espèce ont été rencontrées à Tartous près du port! Plusieurs dizaines de tonnes ont été également observées à Banias, Jablé et à Minet-el-Beida au cours du mois de juillet. Ceci est d'autant plus spectaculaire que les algues méditerranéennes ne fournissent jamais de telles quantités d'épaves. Dès la fin de l'été, l'algue se raréfie et se trouve cantonnée dans les stations particulièrement protégées contre l'agitation des eaux. L'extinction des populations est donc presque complète avant l'arrivée de l'hiver. Néanmoins la prospection attentive des grandes cuvettes creusées dans les plates-formes à vermet présentes notamment dans l'île de Rouad, nous a révélé le développement d'une nouvelle génération de l'algue représentée par de petits thalles flabelliformes de 1 à 3cm de hauteur et qui ne se distinguent des jeunes frondes du genre *Padina* Adanson que grâce à leur iridescence vert-bleuté et à leur fronde à bord non enroulé. La croissance de ces thalles semble très lente en hiver et il faut attendre le printemps pour as-

sister à une repousse importante qui aboutira à une reconstitution rapide des peuplements.

DISCUSSION

Par l'ensemble de leurs caractères, nos spécimens correspondent donc bien à la définition du genre *Styopodium* telle qu'elle est maintenant admise (Taylor, 1971; Abbot, 1977; Allender & Kraft, 1983). Ce genre comprend, comme nous l'avons déjà indiqué, cinq espèces actuellement. Par leurs thalles dressés, nos exemplaires se distinguent aisément de *S. flabelliforme* et de *S. hawaiiensis* dont les frondes sont prostrées. Nous avons pu comparer notre espèce à l'échantillon-type du *S. zonale* provenant des Antilles et conservé dans l'herbier Lamouroux, à Caen (CN), sous le nom de *Dictyota zonata* (Lamx) Lamx (Lamouroux, 1809). A ce sujet, il nous paraît préférable d'adopter définitivement comme type du genre *Styopodium* l'espèce *S. zonale* plutôt que le *S. fuliginosum* proposé par Papenfuss (1977): d'une part parce que l'on n'est pas certain de la véritable identité de l'échantillon-type du *S. fuliginosum*, au demeurant espèce mal connue; d'autre part, et même en admettant la conspécificité de ces deux espèces, l'épithète spécifique *zonale* (basionyme: *Fucus zonalis* Lamx, Lamouroux, 1805, p. 38, pl. 25, fig. 1) doit bénéficier de l'antériorité par rapport à celle de *fuliginosum* (basionyme: *Zonaria fuliginosa* Martius, Martius *et al.*, 1833, p. 25, pl. 2, fig. 1).

L'algue syrienne présente une morphologie très proche de l'échantillon-type de *S. zonale*. La disposition des sporocystes correspond également à la description de Lamouroux (cette dernière est illustrée par la figure 6 reproduisant un dessin original, annoté de Lamouroux et conservé dans son herbier): ils se trouvent à la fois à proximité des zones pilifères et aussi disséminés dans l'intervalle de deux zones consécutives. Ceci est en contradiction avec les observations de Taylor (1960): selon lui les sporocystes de *S. zonale* seraient disposés en bordure des zones pilifères. Ce caractère est repris par Allender & Kraft (1983) pour distinguer le *S. australasicum* du *S. zonale* (sous le nom de *S. fuliginosum*): chez *S. australasicum* les sporocystes ne sont pas limités à la proximité des zones pilifères. La description et la figure données par ces auteurs rappellent de très près ce que nous avons observé et conclu à propos de la localisation effective des sporocystes chez *S. zonale* (comparer la fig. 11 A de Allender & Kraft, 1983, à notre figure 5). Par conséquent ce caractère ne permet pas de séparer *S. australasicum* de *S. zonale*. Dès lors la distinction entre ces deux espèces, au demeurant morphologiquement très semblables, devient subtile puisque le second caractère invoqué par Allender & Kraft pour les distinguer n'est basé que sur des différences dans le mode de différenciation apicale des thalles: celui observé chez *S. australasicum* étant différent de celui décrit par Abbott (1977) chez *S. zonale*. A cet égard, l'examen de nos spécimens confirme les observations d'Abbott. Remarquons cependant que si ce caractère paraît net pour la distinction entre différents genres de Dictyotales, il l'est beaucoup moins entre espèces d'un même genre. Il pourrait néanmoins présenter un réel intérêt pour la reconnaissance de l'espèce australienne s'il s'avère constant et non pas lié à un état physiologique particu-

lier, conditionné par des facteurs écologiques ou en rapport avec l'âge de l'algue.

La création de l'espèce *S. tubruqense* pour les échantillons de Lybie (Nizamuddin & Godeh, 1989) semble peu justifiée car les caractères morphologiques et anatomiques fondamentaux de l'algue de Lybie et de *S. zonale* ne sont pas différents. Par ailleurs nous constatons que l'écologie des algues lybiennes et syriennes est la même: dans les deux cas il s'agit d'une espèce de grande taille vivant à faible profondeur et fournissant une grande quantité d'épaves.

En ce qui concerne la biologie de *S. zonale* en Méditerranée, les essais de mise en culture nous ont permis de décrire les premiers stades de son développement et d'observer la germination directe du contenu des sporocystes sans formation de véritables tétraspores. Cette anomalie accompagnée d'une rareté ou d'absence de gamétophytes est déjà signalée chez d'autres Dictyotales (Feldmann, 1937; Gayral, 1958; Gaillard, 1972). Mais dans ces cas, l'existence d'un cycle normal juxtaposé au cycle annexe exclusivement tétrasporophytique a été prouvé (Gaillard, 1972, 1973) alors que chez *Stypodium* seuls des thalles mâles sont connus jusqu'à présent (Nizamuddin & Godeh, 1989): il est fort possible néanmoins que les thalles femelles existent. Les caractères relatifs à la reproduction sexuée restent donc à élucider et le problème de l'alternance de générations se pose entièrement. Toutefois le développement spectaculaire et l'extension rapide de cette algue sur les côtes syriennes dans la dernière décennie permettent de penser que sa biologie n'est nullement affectée par l'absence ou tout au moins la rareté des gamétophytes. Ceci rejoint d'autres observations qui montrent que la génération sporophytique domine fréquemment dans les populations de Dictyotales des zones tropicales ou tempérées (voir Clayton, 1988).

La présence du *S. zonale* en Syrie et son extension sont d'autant plus intéressantes à signaler qu'il s'agit d'une espèce envahissante ayant donc pénétré récemment en Méditerranée et qui, en dépit de la concurrence avec la végétation locale, est devenue non seulement très abondante mais de plus tout à fait dominante. En effet, contrairement aux espèces originaires de la Mer Rouge précédemment signalées en Méditerranée orientale (Aleem, 1948; Rayss, 1941, 1963; Mayhoub, 1976) et qui sont restées cantonnées dans quelques localités favorables à leur développement, le *S. zonale* semble avoir une amplitude écologique beaucoup plus importante. Son caractère eurytherme est manifeste lorsqu'on considère sa répartition géographique très étendue. La présence de cette algue en Afrique du Sud (Papenfuss, 1940) et en Caroline du Nord (Searles, in Abbott, 1977) est tout à fait significative, car la température des eaux dans ces deux régions est comparable à celle de la Méditerranée en général. *S. zonale* déjà bien implanté en Syrie, et également présent en Lybie, a donc toutes les chances de conquérir une plus grande partie des côtes méditerranéennes et rappelle le cas de l'algue japonaise, *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt qui poursuit son extension sur les côtes européennes (Norton, 1976; Belsher *et al.*, 1984; Knoepffler-Péguy *et al.*, 1985).

Rappelons cependant qu'il existe d'autres Dictyotales susceptibles de constituer des populations remarquables dans l'infralittoral. Ainsi *Zonaria tournefortii* (Lamx) Mont. forme aux Açores des peuplements très denses jusqu'à 30-40m de profondeur, sur des km², et qui, rejetés en quantité énorme, sont exploités comme engrais (Ardré *et al.*, 1973). Un autre *Zonaria*, *Z. diestringiana* J. Agardh forme des populations pratiquement pures à 7m de profondeur sur les fonds plats et domine largement la végétation d'autres faciès jusqu'à moins 30m et au-delà, dans plusieurs îles situées au large de la côte est de l'Australie (Allender & Kraft, 1983).

Une particularité propre au *S. zonale* peut être invoquée pour expliquer sa compétitivité: rappelons que cette algue renferme diverses substances naturelles actives, notamment une puissante ichtyotoxine, la stypoldione (Gerwick *et al.*, 1985) qui vraisemblablement dans la nature décourage le broutage par les poissons herbivores. La stypoldione qui est un inhibiteur de la polymérisation des microtubules, posséderait en outre des propriétés antitumorales intéressantes (O'Brien *et al.*, 1984), ce qui permet peut-être à long terme d'envisager des applications pharmacologiques pour cette algue.

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos remerciements à F. Ardré (Muséum National d'Histoire Naturelle), G.T. Kraft (Université de Mulhouse) et P.S. Silva (Université de Californie) pour la communication de documents relatifs au genre *Styopodium*.

BIBLIOGRAPHIE

- ABBOTT I.A., 1977 - On the identity of *Zonaria hawaiiensis* (Phaeophyta, Dictyotales). *Bull. Jap. Soc. Phycol.*, 25, suppl. (Mem. Iss. Yamada): 1-8.
- ALEEM A.A., 1948 - The recent migration of certain Indo-Pacific algae from the Red Sea in the Mediterranean. *New Phytol.* 47: 88-94.
- ALLENDER B.M. & KRAFT G.T., 1983 - The marine algae of Lord Howe Island (New South Wales): The Dictyotales and Culleriales (Phaeophyta). *Brunonia* 6: 73-130.
- ARDRÉ F., BOUDOURESQUE C.-F. & CABIOCH J., 1973 - Note préliminaire sur la mission "Biaçores" du N.O. Jean Charcot (Algologie). *Bull. Soc. Phycol. France* 18: 30-32.
- BELSHER T., BAILLY DU BOIS P. & SALOU N., 1984 - Expansion de l'algue d'origine japonaise, *Sargassum muticum* sur les côtes françaises de 1983 à 1984. *Cah. Biol. Mar.* 25: 449-455.
- CHIHARA M., 1975 - Geographic distribution of marine algae in Japan. In TOKIDA J. & HIROSE H. (Eds.), *Advance of Phycology in Japan*. Iéna, VEB Gustav Fisher Verlag, pp. 241-253.
- CLAYTON M.N., 1988 - Evolution and life histories of brown algae. *Bot. Mar.* 31: 379-387.
- COSSON J., 1973 - Influence des conditions de culture sur le développement de *Luminaria digitata* (L.) Lamx. *Bull. Soc. Phycol. France* 18: 104-112.

- FEJDMANN J., 1937 - Les algues marines de la côte des Albères. I-III. Cyanophycées, Chlorophycées, Phéophycées. *Rev. Algol.* 9: 141-331.
- GAILLARD J., 1972 - Quelques remarques sur le cycle reproducteur des Dictyotales et sur ses variations. *Soc. Bot. France, Mém.* 1972: 145-150.
- GAILLARD J., 1973 - Quelques remarques sur *Dilophus fasciola* (Dictyotales, Dictyotacées). *Bull. Soc. Phycol. France* 18: 65-67.
- GAYRAL P., 1958 - *Algues de la côte atlantique marocaine*. Rabat, La Nature au Maroc, 527p.
- GERWICK W.H., FENICAL W. & NORRIS J.N., 1985 - Chemical variation in the tropical seaweed *Stypopodium zonale* (Dictyotaceae). *Phytochemistry* 24: 1279-1283.
- KNOEPFLER-PEGUY M., BELSHER T., BOUDOURESQUE C.-F. & LAURET M., 1985 - *Sargassum muticum* begins to invade the Mediterranean. *Aquatic Bot.* 23: 291-295.
- KÜTZING F.T., 1843 - *Phycologia generalis*. Leipzig, xxxii + 458 p.
- LAMOUREUX J.V.F., 1805 - *Dissertations sur plusieurs espèces de Fucus, peu connues ou nouvelles, avec leur description en latin et en français*. Agen, xxiv + 83 p.
- LAMOUREUX J.V.F., 1809 - Exposition des caractères du genre *Dictyota* et tableau des espèces qu'il renferme. *J. de Bot.* Paris 2: 38-44.
- MARTIUS K.-F.P. von, ESCHWEILER F.G. & NEES von ESENBECK C.C., 1833 - *Algae, Lichenes, Hepaticae exposuerunt*. In MARTIUS K.-F.P. von, *Flora Brasiliensis seu enumeratio plantarum in Brasilia tum sua sponte quam accedente cultura provenientium*. Stuttgart, iv + 390 p.
- MAYHOUB H., 1976 - *Recherches sur la végétation marine de la côte syrienne. Etude expérimentale sur la morphogénèse et le développement de quelques espèces peu connues*. Thèse Doctorat d'Etat, Caen, 286 p.
- NIZAMUDDIN M. & GODEH M., 1989 - *Stypopodium tubrugense* (Phaeophyta, Dictyotales), a new species from the Mediterranean Sea. *Willdenowia* 18: 603-608.
- NORTON T.A., 1976 - Why is *Sargassum muticum* so invasive? *Brit. Phycol. J.* 11: 197.
- O'BRIEN E.T., WHITE S., JACOBS R.S., BODER G.B. & WILSON L., 1984 - Pharmacological properties of a marine natural product, stypoldione, obtained from the brown alga *Stypopodium zonale*. *Hydrobiologia* 116/117: 141-145.
- PAPENFUSS G.F., 1940 - Notes on South African marine algae. I. *Bot. Notiser* 1940: 200-226.
- PAPENFUSS G.F., 1968 - A history, catalogue, and bibliography of Red Sea benthic algae. *Israel J. Bot.* 17: 1-118.
- PAPENFUSS G.F., 1977 - Review of the genera of Dictyotales (Phaeophycophyta). *Bull. Jap. Soc. Phycol.* 25, Suppl. (Mem. Iss. Yamada): 271-287.
- RAYSS T., 1941 - Sur les Caulerpes de la côte palestinienne. *Palestine J. Bot.* 2: 103-124.
- RAYSS T., 1963 - Sur la présence dans la Méditerranée orientale des algues tropicales de la famille des Solieracées. *Act. Bot. Hort. Bucarest* 1961-1962: 91-106.
- TAYLOR W.R., 1960 - *Marine algae of the eastern tropical and subtropical coasts of the Americas*. Ann Arbor, Univ. Michigan Press, ix + 870 p.
- TAYLOR W.R., 1971 - Notes on algae from the tropical Atlantic Ocean. VI. *Brit. Phycol. J.* 6: 145-156.

- WEBER-van BOSSE A., 1913 - Liste des algues du Siboga. I. Myxophyceae, Chlorophyceae, Phaeophyceae. *Siboga Exped. Monogr.* 59a: 1-186.